Russian Entomol. J. 16(4): 425–438

Жизненные циклы некоторых видов жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в южной тундре

Life cycles of some species of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in the south tundra

Б.Ю. Филиппов
B.Yu. Filippov

Поморский государственный университет, просп. Ломоносова 4, Архангельск 163006, Россия. E-mail: fby@yandex.ru
Pomor State University, Prosp. Lomonosova 4, Arkhangelsk 163006, Russia.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Жужелицы, жизненные циклы, развитие, южная тундра, Арктика.
KEY WORDS: carabid beetles, life cycles, development, southern tundra, Arctic.

РЕЗЮМЕ. Изучены жизненные циклы 20 видов жужелиц в тундровой зоне полуострова Канин. По сравнению с более южными регионами в тундре наблюдается сокращение вариантов жизненных циклов жужелиц. Наибольшее число видов в южных тундрах имеют одногодичный весенний или двухлетний жизненный цикл. При этом отмечается один пик активности в начале вегетационного сезона, связанный с размножением. У видов с широкими ареалами и весенним вариантом одногодичного жизненного цикла на севере сохраняется исходный тип развития, но сокращается период размножения. Большинство одногодичных видов с осенним размножением в тундре переходят к двухлетнему развитию. В этом случае период размножения смещается на начало лета или длится весь сезон. Типичные арктические виды имеют либо одногодичный весенний жизненный цикл, либо двухлетний с размножением в начале лета.

ABSTRACT. Life cycles of 20 species of carabid beetles in the south tundra of the peninsula Kanin were studied. In comparison with southern regions in the tundra number of development variant is really increased. Many species of carabid beetles in the south tundra have annual "spreeng" or biennial life cycles. The most part of species have a reproduction period in the beginning of summer. The wide distributed species with annual "spring" life cycle at the north keep their development type however with short reproduction period. The most species with the annual "autumn" life cycle in the tundra have a biennial life cycle. The typical arctic species have annual "spring" life cycle or biennial one with reproduction in the beginning of summer.

Изучение жизненных циклов насекомых в субарктике — одно из важных направлений в современной экологии и энтомологии. К настоящему времени показано, что при сокращении доли гемиметаболических видов в заполярных районах [Кузнецов, 1938] у насекомых проявляются две адаптивные стратегии жизненных циклов. Первая из них заключается в ускорении развития, что обеспечивает успешное прохождение стадий онтогенеза до наступления холодного периода. Вторая состоит в удлинении развития до двух и более лет [Чернов, 1978]. У жужелиц умеренных широт выделено два типа развития с размножением весной и зимовкой имаго, и с размножением осенью и зимовкой личинок [Larsson, 1939; Lindroth, 1992]. На севере, вследствие короткого вегетационного сезона, отмечается сближение периодов активности весенних и осенних видов [Шарова, 1990], а также увеличение числа видов с зимующей личинкой [Thiele, 1977]. Установлено, что на севере и в альпийских районах у отдельных видов жужелиц жизненный цикл вместо одногодичного становится двухлетним [De Zordo, 1979; Butterfield, 1986; Refseth, 1988; Lindroth, 1992; Шарова, Филиппов, 2003, Маталин, 2006]. Среди жужелиц тундровой зоны встречаются виды с одногодичным и двухлетним развитием [Чернов и др., 2000]. К двухлетнему жизненному циклу, чаще всего, переходят виды с осенним размножением и зимующей личинкой [Paarmann, 1979; Sota, 1994].

Большинство исследований по развитию жужелиц в северной Европе основывались на встречаемости отдельных фаз развития в течение сезона и установлении зимующей стадии у отдельных видов [Forsskåhl, 1972; Коробейников, 1984, 1991; Kålås, 1985; Lindroth, 1992], или анализа напочвенной активности и периода размножения [Greenslade, 1965; Murdoch, 1966; Evans, 1969; Andersen, 1982; Рябицев, 1997]. Популяционных исследований жизненных циклов жужелиц на Севере относительно не много [Andersen, 1983; Wallin, 1988; Refseth, 1984, 1988; Niemelä et al., 1989]. В настоящей публикации

рассматриваются жизненные циклы массовых видов Carabidae тундровой зоны.

Материалы и методы

Работу проводили на территории северной части полуострова Канин в окрестностях посёлка Шойна (Ненецкий автономный округ, 67°51'N; 44°10'E) (рис. 1).

Территория полуострова располагается в пределах субарктического климатического пояса в области атлантико-арктического влияния [Алисов, 1969]. Среднегодовая температура в районе исследования составляет –1,4 °С [Справочник по климату…, 1970]. Продолжительность вегетационного сезона со среднесуточными температурами выше +5 °С по многолетним данным составляет 106 суток (от 77 до 147 суток). Начало и окончание вегетационного сезона, а также его продолжительность, сильно изменчивы. В отдельные годы не отмечается устойчивого перехода через 10 °С. В среднем начало сезона приходится на середину июня, окончание — на вторую половину сентября. В месте с тем, сезон может начинаться в конце июня, а заканчиваться — в начале сентября. Сумма тепла за вегетационный период составляет в среднем 988,4 °С, а средняя температура июля +10,95 °С (по многолетним данным Севгидромета).

Место исследований располагалось в пределах южных тундр. Доминирующими зональными растительными ассоциациями являются мелкоерниковые и ивняковые тундры. Широко распространены на полуострове болота различного происхождения. На участках с глинистой почвой развиваются бугристые болота. В непосредственной близости от морского берега болота формируются на песках. Основу растительного покрова здесь составляют различные виды ив, разнотравье и мхи. Вдоль ручьёв располагаются заболоченные луга. Рядом с посёлком обширные участки заняты песчаными дюнами с отсутствием растительности или развитыми на них пионерными сообществами.

Сбор материала осуществляли в 2005 г. с середины июня до конца августа в 10 различных биотопах: в ерниковых лишайниково-кустарничковых тундрах (*Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Cladina arbuscula*, *Trientalis europaea*, *Arctous alpina*) на подзолистых почвах; в ивняковой тундре на суглинке (*Salix phylicifolia*, *S. glauca*, *S. lanata*, *Festuca pratensis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Pedicularis sp.*) и песчаной почве (*Salix lanata*, *S. glauca*, *S. hastata*, *Rumex maritimus*, *Festuca rubra*, *Achillea millefolium*, *Ligularia arctica*); на ерниково-вороничном бугристом болоте (*Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*), на трёх ивняково-моховых болотах (*Salix glauca*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rhodiola rosea*, *Allium angulosum*,

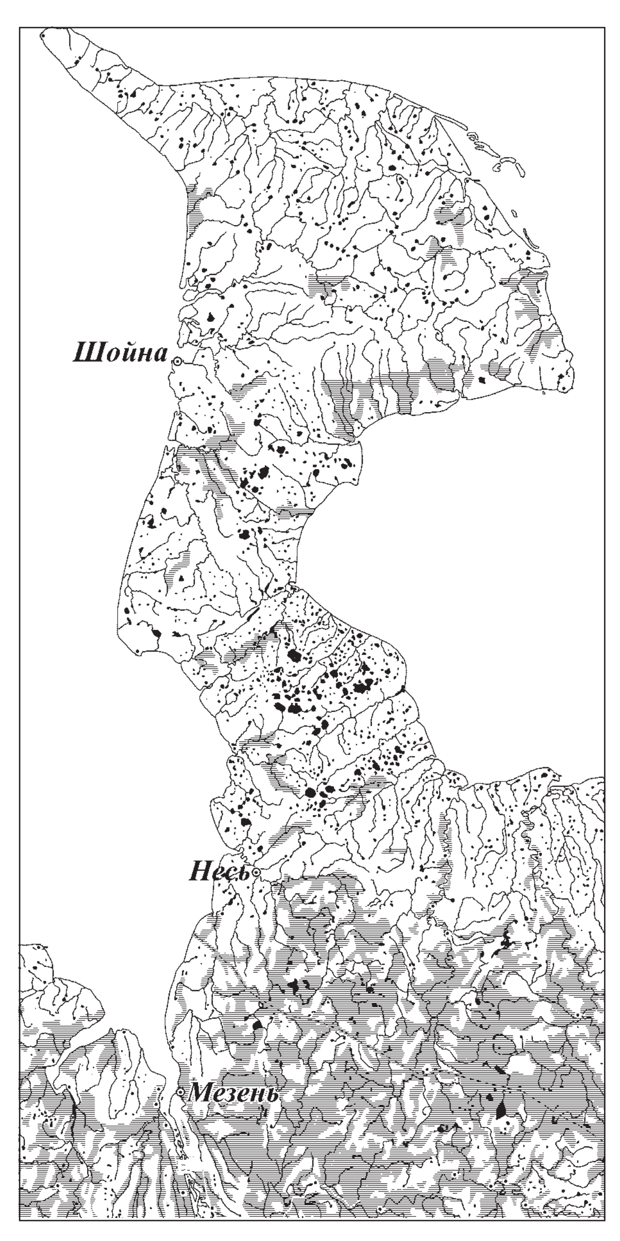


Рис. 1. Обзорная карта полуострова Канин.
Fig. 1. Map of the peninsula Kanin.

Andromeda polyfolia, *Rubus chamaemorus*); на заболоченном моховом лугу (*Festuca rubra*, *Trollius europaeus*, *Allium angulosum*, *Equisetum palustre*, *Salix polaris*, *Geum rivale*, *Aulacomnium palustre*); а так же на месте заброшенной около 30–40 лет назад взлетно-посадочной полосы. В последнем биотопе на участках открытого грунта была развита пионерная растительность, представленная кустарничками и разнотравьем (*Empetrum hermaphroditum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Botrychium lunaria*, *Antennaria dioica*, *Luzula frigida*), общее проективное покрытие которой не превышало 20%.

Объём материала и распределение собранных видов жужелиц по биоценозам приведены в таблице 1.

Таблица 1. Распределение исследованных видов жужелиц по биоценозам (экз.).
Table 1. Distribution of Carabids species in the ecosystems (individuals).

Вид	BetT 1	BetT 2	SalT 1	SalT 2	SalBrB 1	SalBrB 2	SalBrB 3	BetEmpB	FesTrM	OpGr	**Итого, экз.**
Leistus terminatus					65						**65**
Notiophilus aquaticus	10	4	46	39	50	83	2	15	15	64	**328**
Notiophilus germinyi	17	3	54			6	1	6	1	75	**163**
Carabus ermaki					3	11					**14**
Cychrus caraboides			1		15	38	6		6		**66**
Diacheila polita		3			82		3	2	10		**100**
Diacheila arctica					8		16	7	11		**42**
Elaphrus lapponicus					146	69			29		**244**
Loricera pilicornis			1	1		52	3		2		**59**
Miscodera arctica	11	9	2	22		4	2		1	19	**70**
Patrobus assimilis	1	3	106	1	112	134	49	8	50		**464**
Patrobus septentrionis		1	5	36	401	61	71	25	112		**712**
Calathus melanocephalus	1		42	202	84	175					**504**
Agonum consimile						23	38				**61**
Agonum fuliginosum					4	39	22	1	15		**81**
Amara brunnea	35	5	4	3	1	21	1	19	8	3	**100**
Amara quenseli		1		141	1	3				7	**153**
Curtonotus alpinus			460	26		60		1	2	30	**579**
Cymindis macularis				22							**22**
Cymindis vaporariorum	6	11		1				1			**19**
Другие виды и не вскрытые жуки	20	21	28	25	223	94	227	144	54	39	**875**
Итого, экз.	**101**	**61**	**749**	**519**	**1195**	**873**	**441**	**229**	**316**	**237**	**4721**

Примечания: BetT 1, BetT 2 — ерниковые тундры; SalT 1, SalT 2 — ивняковые тундры; SalBrB 1, SalBrB 2, SalBrB 3 — ивняково-моховые болота; BetEmpB — ерниково-вороничное бугристое болото; FesTrM — заболоченный моховой луг; OpGr — открытый грунт.

Notes: BetT 1, BetT 2 — *Betula nana* tundra; SalT 1, SalT 2 — willow−tundra; SalBrB 1, SalBrB 2, SalBrB 3 — willow-moss bogs; BetEmpB — *Betula nana - Empetrum germaphroditum* bog; FesTrM — waterlogged moss meadows; OpGr — open ground.

Жуков собирали с помощью почвенных ловушек, в качестве которых применяли пластиковые стаканы объёмом 0,5 л с диаметром ловчего отверстия 87 мм. В каждом биоценозе на протяжении всего периода сбора действовало 40 ловушек, за исключением заболоченного луга, где было установлено 30 ловушек. В качестве фиксатора использовали 4%-й раствор формалина, который наливали на 1/4 объёма ловушки. Выборку проводили один раз в 10 дней. За период наблюдений отработано 28 350 лов.-сут. и собрано 4721 экз. имаго жужелиц.

Большую часть жуков (3846 экз., т.е. 81,5%) вскрывали и определяли возрастное состояние на основе степени развития гонад и стертости мандибул [van Dijk, 1972; Wallin, 1988]. При этом выделяли следующие возрастные состояния: ювенильное (tn) — молодые жуки со светлыми и неокрепшими покровами; имматурное (im) — молодые неполовозрелые жуки; генеративное (m) — половозрелые имаго первого года жизни; старое генеративное (m2) — половозрелые жуки второго и более лет жизни; постгенеративное (sp) — старые жуки, закончившие размножение. Для анализа данных по реализации жизненных циклов отдельных видов использовались результаты собственных исследований по жужелицам лесотундровой зоны полуострова Канин, которые были проведены в 2002 г. в окрестностях с. Несь в 150 км южнее основной точки сбора (рис. 1).

Результаты и обсуждение

Сведения по распределению имаго и личинок разных возрастов 20 видов Carabidae в течение сезона приведены в таблице 2.

Leistus terminatus (Hellwig in Panzer, 1793). Половозрелые имаго встречались на протяжении всего сезона, при этом генеративные самки попадались с конца июля до конца августа. Максимум уловистости отмечается в

середине сезона. Ювенильные имаго ловились в течение всего июля. Имматурные жуки отмечались на протяжении всего сезона, в то время как имматурные самки встречались во второй половине июля. Постгенеративные жуки попадались в ловушки в первой половине августа.

Имеющиеся в нашем распоряжении сведения по сезонной динамике возрастной структуры популяций *L. terminatus* позволяют предполагать у него в южной тундре однолетний жизненный цикл с развитием по “осеннему” варианту с зимовкой личинок и имаго.

В Скандинавии у этого вида зимуют личинки, жуки в имматурном состоянии встречаются с мая по июнь [Lindroth, 1992]. В Дании жуки активны с апреля по октябрь, при этом период откладки яиц приходится на июль–август, а личинки ловятся в ноябре и с января по май. Возможна зимовка имаго [Larsson, 1939]. В Голландии личинки активны зимой и развиваются с октября по апрель, так что общая продолжительность их развития составляет 8 месяцев. Максимум активности имаго приходится на май–июнь, размножение осенью [den Boer, 1977; Turin, 2000]. В Британии молодые имаго появляются в апреле–мае, размножение происходит в июле–октябре, а личинки старших возрастов встречаются с октября по апрель [Murdoch, 1967; Luff, 1972]. В южной Норвегии и Финляндии у этого вида одногодичный осенний жизненный цикл с размножением в июле–августе и зимующими личинками [Refseth, 1988; Niemelä et al., 1989]. Таким образом, в Западной Европе и Скандинавии у данного вида зимуют преимущественно личинки и реже имаго.

По сравнению с другими частями ареала для *L. terminatus* в южных тундрах, при сохранении исходного варианта развития, характерно сокращение периода активности имаго и смещение периода размножения с осени на вторую половину лета.

Notiophilus aquaticus (Linnaeus, 1758). В южной тундре жуки данного вида активны весь сезон с максимумом уловистости в конце июня. Размножение происходит на протяжении всего сезона. Больше всего половозрелых особей отмечено в конце июня–начале июля. Наряду с жуками, размножающимися первый раз, в популяциях данного вида установлено размножение жуков второго года жизни. Среди самок повторно размножающиеся особи составляют 36,3 %. Постгенеративные имаго встречались в популяциях с начала июля до конца августа. Появление жуков нового поколения отмечено с конца июля до середины августа. В конце сезона в популяциях присутствуют постгенеративные и имматурные имаго с сильно развитым жировым телом и генеративные самцы. На зимовку уходят неполовозрелые имаго нового поколения, старые постгенеративные жуки и, возможно, генеративные самцы.

Таким образом, жизненный цикл *N. aquaticus* на полуострове Канин реализуется как одногодичный, с летним размножением, максимумом в первой половине сезона и зимовкой имматурных, постгенеративных и генеративных жуков и, вероятно, личинок.

В Дании личинки *N. aquaticus* встречаются с июня до начала августа. Откладка яиц происходит в июле–августе [Larsson, 1939]. В Голландии зимуют личинки и имаго, размножение происходит в июле–сентябре [Turin, 2000]. В целом жизненный цикл нерегулярный, так как молодые имаго появляются в течение всего года [den Boer, 1977], при этом размножение происходит с марта по октябрь [den Boer & van Dijk, 1996]. В Скандинавии период появления молодых имаго очень растянут и продолжается с июня до сентября. При этом указывается, что зимовать могут имаго, которые размножаются весной [Lindroth, 1992]. В Карелии жуки встречаются в мае и августе–сентябре, молодое поколение появляется в августе [Palmén, 1946].

Таким образом на севере ареала жизненный цикл *N. aquaticus* вместо одногодичного осеннего с зимующими личинками становится одногодичным летним с зимующими имаго и, возможно, личинками.

Notiophilus germinyi Fauvel, 1863. Жуки данного вида были активны с конца июня до конца августа с перерывом в середине августа. Наибольшая напочвенная активность установлена в конце июня. Генеративные особи отмечены с конца июня до начала августа. Наибольшее число половозрелых самок встречалось в конце июня и во второй половине июля. Участие в размножении особей второго года жизни указывает на зимовку постгенеративных имаго. Постгенеративные жуки встречались в популяциях на протяжении июля. Личинки первого возраста попадались в ловушки в конце июня, второго — в первой декаде июля, а третьего — в течение всего июля с максимумом в его начале. Имматурные имаго отмечены как в начале, так и в конце периода активности.

Жизненный цикл *N. germinyi* в южных тундрах реализуется по одногодичному варианту с размножением в первой половине сезона, летним развитием личинок и зимовкой имматурных и постгенеративных имаго.

В Дании *N. germinyi* проявляет себя как осенний вид, личинки которого встречаются с конца апреля до начала июня, а размножение происходит в июле–августе [Larsson, 1939]. В Голландии размножение в августе–сентябре [Boer, 1977; den Boer & van Dijk, 1996]. В южной Скандинавии вид зимует на стадии личинки, а молодые жуки появляются в июне–июле [Lindroth, 1992]. В Карелии жуки встречаются в июле–августе [Palmén, 1946].

У *N. germinyi* внутривидовая географическая изменивость жизненного цикла заключается в том, что на севере меняются зимующая стадия и тип развития. Вместо одногодичного осеннего развития с зимующими личинками, вид становится одногодичным ранне-летним с зимующими имаго и летними личинками.

Carabus ermaki Lutschnik, 1924. Всего за сезон было собрано 34 имаго этого вида, из них вскрыто для определения возрастного состояния 14 экземпляров. Максимум уловистости отмечен в середине июля. Половозрелые имаго встречались в конце июня и в первой половине июля. Среди генеративных имаго 50 % составляли особи второго и более лет жизни. Ювенильный жук собран в начале августа. Личинка второго возраста попалась в ловушку в начале августа. Личинки третьего возраста ловились в большом числе в конце сезона.

Сведения по лабораторному разведению *C. ermaki* свидетельствуют, что эмбриональное развитие у этого вида длится до 8 суток, продолжительность развития личинок первого возраста составляет 7–12 суток, второго — 10–14 суток. Личинкам третьего возраста для завершения развития требуется зимовка, после которой они окукливаются [Берлов, 1990].

Несмотря на небольшой в количественном плане материал, есть основания полагать, что в районе исследования у *C. ermaki* реализуется двухлетний жизненный цикл с размножением в первой половине лета. Первая зимовка происходит на стадии личинки третьего возраста. После

зимней диапаузы в следующем сезоне проходит преимагинальное развитие. В середине лета личинки окукливаются, после чего появляются молодые жуки, которые уходят на зимовку в имматурном состоянии. После второй зимовки имаго приступают к размножению.

Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758). Имаго этого вида были активны с конца июня до начала августа и единично в конце августа. Период размножения приходится на конец июня–конец июля. Наибольшее число половозрелых жуков отмечено в начале сезона. В конце периода размножения в популяциях встречаются постгенеративные имаго. Наряду с ними в это же время отмечены имматурные особи. Ювенильные имаго появляются в начале августа. Личинки третьего возраста попадались в ловушки в конце сезона. Таким образом, на зимовку у данного вида уходят личинки третьего возраста, имматурные и постгенеративные имаго.

Данные по сезонной динамике поло-возрастной структуры популяций *C. caraboides* свидетельствуют в пользу того, что у данного вида в южной тундре наблюдается двухлетний жизненный цикл с размножением в первой половине сезона, зимовкой личинок третьего возраста, имматурных и постгенеративных имаго.

В Дании *C. caraboides* считается “осенним” видом с зимующими личинками, которые встречаются в апреле и августе–ноябре. Наряду с зимующими личинками, на зимовку могут уходить имаго, среди которых может быть большое число старых жуков. Копуляция происходит в августе и сентябре [Larsson, 1939]. В Голландии личинки третьего возраста встречаются в мае–июне [Turin, 2000]. В Западной Германии жуки отмечаются в июне–сентябре, окукливание происходит в середине июня [Barner, 1937]. В Британии вид активен с июня по сентябрь, размножается в августе–сентябре [Greenslade, 1965; Murdoch, 1967]. В горных районах Австрии максимальная активность вида отмечена конце июня–начале июля, личинки встречаются в августе–октябре и зимуют [De Zordo, 1979]. В Скандинавии жуки появляются в мае и июле. Часто среди жуков встречаются особи, живущие более одного года [Lindroth, 1992]. В южной Фенноскандии зимуют личинки [Niemelä et al., 1989; Luff, 1993], имаго встречаются с конца июня до середины августа [Palmén, 1946]. В альпийских условиях Норвегии размножение вида наблюдается в конце июня–июле. Личинки второго и третьего возрастов зимуют. Молодые жуки появляются в июле–августе, жизненный цикл двухлетний [Refseth, 1988].

В южных тундрах полуострова Канин развитие *C. caraboides* сходно с таковым в горных районах Европы и севера Скандинавии, где жизненный цикл вида реализуется как двухлетний с одновременной зимовкой личинок и имаго.

Diacheila polita (Faldermann, 1835). Имаго были активны на протяжении всего периода наблюдений — с конца июня до конца сентября. Генеративные особи также встречались весь сезон, но самки с яйцами были отмечены единично в конце июня и массово в течение августа. Среди половозрелых самок доля повторно размножающихся особей составила 25%. Ювенильные особи появились в популяциях во второй половине августа. Имматурные жуки ловились с конца июля до конца августа. В 2005 г. собрать личинок не удалось, но в 2003 г. в этом же месте были собраны личинки третьего возраста в конце июля и в начале августа.

Зимовка имматурных имаго, появившихся от зимовавших личинок, и появление их в начале следующего сезона свидетельствует что у этого вида в районе исследования двухгодичный жизненный цикл с позднелетним размножением.

В Скандинавии о периоде размножения вида ничего не известно [Lindroth, 1992].

Diacheila arctica (Gyllenhal, 1810). Жуки были активны в августе. Помимо этого, в конце июня была поймана одна имматурная самка. Первоначально в августе в популяциях появились ювенильные имаго, затем — имматурные и генеративные. Периоду появления имаго предшествовала напочвенная активность личинок третьего возраста, которые попадались в ловушки в середине июля и в начале августа. В 2002 г. в 150 км южнее в окрестностях села Несь (лесотундра) генеративный самец этого вида был отмечен 8 августа, а 16 августа было зафиксировано появление ювенильных имаго. Постгенеративные имаго ловились в июле.

Наши данные по поло-возрастной структуре популяций этого вида неполные, поэтому не позволяют сделать окончательный вывод о его жизненном цикле в южных тундрах полуострова Канин. Высокое сходство встречаемости личинок третьего возраста у *Diacheila arctica* и *D. polita*, а также преимущественная активность имаго *D. arctica* во второй половине сезона позволяют предполагать двухлетний жизненный цикл с размножением во второй половине лета. В соответствии с предложенной схемой, жуки этого вида размножаются во второй половине сезона. Зимуют в первый раз личинки, которые заканчивают преимагинальное развитие в течение следующего лета. К концу сезона появляются молодые имаго, которые после зимовки приступают к размножению во второй половине лета следующего года. Для окончательного вывода о типе жизненного цикла *D. arctica* в южных тундрах необходимы дальнейшие исследования в природе или лаборатории.

Elaphrus lapponicus Gyllenhall, 1810. Активность имаго этого вида продолжалась в течение всего сезона. Максимальная уловистость отмечена в середине июля. Размножение жуков происходит в начале сезона: в конце июня–начале июля. После размножения в популяциях отмечены две волны уловистости ювенильных и имматурных имаго. Первая, большая, приходилась на середину июля, вторая, меньшая — на середину августа. В конце сезона в популяциях ловились ювенильные, имматурные и постгенеративные имаго, которые впоследствие уходят на зимовку.

Следовательно, жизненный цикл *E. lapponicus* в районе исследования одногодичный с раннелетним размножением, зимовкой молодых и старых имаго и, скорее всего, развитием личинок в течение лета.

В Скандинавии данный вид характеризуется как весенний с зимующими имаго [Lindroth, 1992]. В канадской тундре (п-ов Лабрадор) личинки третьего возраста ловятся в середине июля [Lindroth, 1954].

Loricera pilicornis (Fabricius, 1775). Имаго были активны с конца июня до конца июля и во второй половине августа. В первой половине сезона в ловушки попадались, в основном, половозрелые особи. Наряду с генеративными имаго в популяциях в это время встречались имматурные особи. Период размножения длился с конца июня до середины июля. Личинки третьего возраста попадали в

ловушки с конца июля до середины августа. После этого наблюдалась напочвенная активность ювенильных и имматурных имаго. В конце сезона в популяциях встречались только жуки нового поколения.

Таким образом, для *L. pilicornis* в тундре характерен одногодичный жизненный цикл с раннелетним размножением, летними личинками и зимней диапаузой имаго.

В Дании максимальная активность *L. pilicornis* отмечается в апреле–мае, личинки встречаются с июня по сентябрь. Первые молодые жуки появляются в июне. Зимуют преимущественно имаго и, редко, личинки [Larsson, 1939]. В Голландии размножение происходит с первой половины марта до начала июля [den Boer & van Dijk, 1996], по другим данным в апреле–июне, а личинки развиваются с июня по сентябрь [Turin, 2000]. Зимуют как имаго, так и личинки. В Британии имаго зимуют и активны с апреля по июль [Evans, 1969], или с февраля по август [Greenslade, 1965]. Размножение происходит в апреле–июле, личинки ловятся в июне, молодые имаго появляются в июле [Murdoch, 1967]. В целом, в северной Европе личинки развиваются, закономерно сменяя друг друга, в мае–сентябре [Luff, 1978, 1993]. В Швеции жуки встречаются в мае и в июле–августе [Lindroth, 1992]. В южной Норвегии размножение вида происходит в мае–июне. Личинки развиваются с конца июня до начала сентября. В августе–сентябре появляются молодые имаго, которые зимуют [Refseth, 1988]. В Карелии у имаго два периода активности: весенний — с апреля по июнь, и осенний — с конца июля до зимы. Молодые имаго появляются в августе–сентябре. Зимуют имаго [Palmén, 1946]. В отдельные годы может наблюдаться факультативная бивольтинность, как это установлено для Бельгии [Loreau, 1985] и Подмосковья [Макаров, Черняховская, 1990].

По сравнению с центральными и южными частями ареала, на севере у *L. pilicornis* отмечается сокращение периода размножения и синхронизация развития. Это обеспечивает завершение жизненного цикла в короткий вегетационный сезон.

Miscodera arctica (Paykull, 1798). Имаго встречались на протяжении всего периода сбора материала с конца июня до конца августа. В середине лета отмечено снижение напочвенной активности, при этом весенний и осенний пики уловистости были одинаковы. Половозрелые имаго встречались с конца июня до конца июля, а также во второй и третьей декадах августа. В конце сезона среди половозрелых имаго преобладают самцы. Наряду с молодыми жуками в популяциях вида отмечено размножение особей, живущих более одного года. Ювенильные имаго попадались в ловушки на протяжении августа. В конце сезона ловушками были собраны ювенильные, имматурные и генеративные имаго.

Жизненный цикл *M. arctica* в южной тундре характеризуется как двухлетний с размножением в первой половине лета, развитием личинок во второй половине сезона и их последующей зимовкой. На зимовку личинок указывают находка личинки первого возраста в середине августа (лесотундровая зона полуострова Канин, собственные данные) и сведения по встречаемости личинок третьего возраста в конце августа и сентябре на Кольском полуострове (коллекция каф. зоологии и экологии МПГУ, Москва). После зимней диапаузы следующим летом личинки завершают развитие, в результате чего в конце сезона появляются имаго нового поколения. Жуки приступают к размножению только после зимовки в начале следующего лета. Появление генеративных имаго в конце сезона, скорее всего, не связано с откладкой яиц, так как среди половозрелых жуков преобладают самцы, а самки встречены единично. Вероятно, это обеспечивает подготовку к размножению в следующем сезоне.

В Дании *M. arctica* считается “осенним” видом. Имаго встречаются с конца мая до начала сентября [Larsson, 1939]. На севере Европы зимуют личинки [Luff, 1993]. В Норвегии этот вид размножается осенью и зимует на стадии личинки и имаго [Andersen, 1968]. В северной Швеции большое число имаго зимуют и встречаются в июле–августе. Высказано предположение, что развитие вида может быть двухгодичным [Lindroth, 1992]. Результаты наших исследований подтверждают это.

Patrobus assimilis Chaudoir, 1844. Жуки этого вида были активны в течение всего сезона — с конца июня до конца августа. Максимальная уловистость приходилась на начало июня. Размножение происходило на протяжении всего периода активности. Наибольшее число половозрелых особей отмечено в конце июня. При этом доля повторно размножающихся самок составила 24,6%. Во второй половине августа генеративные самки встречались единично. В августе на фоне сокращения числа генеративных имаго увеличивалась доля ювенильных и имматурных жуков.

Отсутствие в сборах личинок не позволяет сделать окончательные выводы о продолжительности развития вида в южных тундрах. Вместе с тем, данные по сезонной динамике демографической структуры популяций свидетельствуют, что для *P. assimilis* в южных тундрах, скорее всего, характерен двухлетний жизненный цикл. После периода размножения в начале лета, в популяциях развиваются личинки, которые уходят на зимовку. По окончании зимней диапаузы они завершают развитие и окукливаются, после чего во второй половине сезона в популяциях появляются имаго нового поколения. Жуки уходят на зимовку в имматурном состоянии и приступают к размножению только на следующий год. Одновременно зимовать могут постгенеративные имаго, которые способны повторно размножаться вместе с жуками первого года жизни.

В Дании *P. assimilis* относится к “осенним” видам с зимующими личинками. Имаго активны с конца апреля по август [Larsson, 1939]. В Британии личинки первого возраста встречаются с июня по август, второго — с июля по сентябрь, третьего — с сентября по декабрь, а также в апреле–июне [Houston & Luff, 1975]. В австрийских Альпах зимуют личинки третьего возраста и имаго, размножение вида происходит по весеннему типу в июне–июле, развитие длится два года [De Zordo, 1979]. В Карелии имаго ловятся только ранней весной (апрель–начало июня) и поздней осенью (середина августа), молодые жуки встречаются в августе [Palmén, 1946]. На севере Скандинавии зимуют как личинки, так и имаго, и развитие длится два года [Lindroth, 1992]. На севере Финляндии зимуют имаго, которые появляются в сентябре из куколок. Развитие вида двухгодичное [Forsskåhl, 1972]. В центральных районах Норвегии двухлетний жизненный цикл для *P. assimilis* установлен как в горных, так и в низинных районах [Refseth, 1986].

Таким образом, для *P. assimilis* в высоких широтах характерен переход от одногодичного осеннего к двухлетнему жизненному циклу с размножением преимущественно в первой половине сезона.

Patrobus septentrionis Dejean, 1828. Сезонная динамика демографической структуры популяций этого вида во многом сходна с *P. assimilis*. Имаго *P. septentrionis* были активны на протяжении всего сезона. Максимум уловистости зафиксирован в конце июня. Генеративные жуки встречались также в течение всего вегетационного периода. Максимальное число половозрелых имаго отмечено в конце июня. Постепенно к концу сезона число генеративных жуков сокращалось. При этом в августе генеративных самок поймано не было. Следовательно, период яйцекладки приходится на конец июня – конец июля. Среди генеративных самок 53,1% составляют повторно размножающиеся особи. Ювенильные имаго встречались с середины июля до конца августа. Максимум уловистости постгенеративных особей приходится на окончание периода размножения, т.е. на конец июля–начало августа.

Есть основания полагать, что *P. septentrionis* в южной тундре имеет двухлетний жизненный цикл с размножением в первой половине лета. Во второй половине лета происходит развитие личинок, которые уходят на зимовку. В следующем сезоне личинки заканчивают развитие, в середине лета окукливаются, после чего появляются жуки нового поколения, которые зимуют в имматурном состоянии и приступают к размножению только следующим летом. Одновременно с ними размножаются старые имаго.

В Скандинавии *P. septentrionis* считается "осенним" видом, активность которого длится с конца апреля до начала октября [Larsson, 1939]. При этом на севере вид ловится на протяжении всего сезона с максимумом в июне–августе. Зимуют личинки второго, третьего и, возможно, первого возрастов, а также имаго. Жизненный цикл двухлетний [Forsskåhl, 1972; Refseth, 1988; Lindroth, 1992]. В Великобритании личинки этого вида встречаются зимой [Houston & Luff, 1975].

Следовательно, на севере Европы жизненный цикл *P. septentrionis* вместо одногодичного осеннего становится двухгодичным с размножением в первой половине лета.

Calathus melanocephalus (Linnaeus, 1758). Жуки встречались на протяжении всего сезона, максимум напочвенной активности отмечен в начале июня. Генеративные имаго ловились весь сезон, наибольшая численность половозрелых особей была в первой половине лета. Среди самок доля повторно размножающихся особей составила 31,3%. Ювенильные имаго ловились во второй половине августа. Личинка третьего возраста попалась в ловушку в середине июля. На зимовку уходят имаго всех возрастов, а также личинки старшего возраста.

Судя по картине сезонной динамики демографической структуры популяций, *C. melanocephalus* в южных тундрах имеет двухлетний жизненный цикл с размножением в течение всего сезона и максимумом размножения в первой половине лета, зимующими личинками, а также половозрелыми и неполовозрелыми имаго. В течение первого года из отложенных яиц развиваются личинки, которые уходят на зимовку. После неё личинки заканчивают развитие и в конце сезона появляются молодые имаго. Эти жуки уходят на зимовку и приступают к размножению только следующим летом.

В Дании *C. melanocephalus* встречается с февраля до начала декабря. Личинки ловятся с конца апреля до начала июня. В мае–начале августа происходит окукливание и появление молодых имаго. Копуляция отмечена в августе [Larsson, 1939]. В Голландии размножение происходит в июле–сентябре [Turin, 2000]. В северной Швеции жуки в большом числе ловятся в июле–августе. В это же время происходит размножение [Lindroth, 1986]. На севере Скандинавии вид размножается весной и имеет двухлетнее развитие [Lindroth, 1992]. В Карелии молодые имаго многочисленны в конце лета [Forsskåhl, 1972; Palmén, 1946]. В северной тайге Архангельской области жизненный цикл вида реализуется как двухгодичный с размножением в течение трёх летних месяцев [Филиппов, 2006].

Таким образом, в южных тундрах, как и в других районах северной Европы, у *C. melanocephalus* отмечается переход к двухлетнему жизненному циклу с размножением в течение всего лета.

Agonum consimile (Gyllenhal, 1810). Имаго этого вида ловились с конца июня до начала августа. Наибольшая уловистость отмечена в июне–июле. Период размножения составил 3 декады — с конца июня до середины июля. Наибольшее число половозрелых имаго собрано в начале сезона. Среди генеративных жуков встречались особи, живущие более одного года. В конце июля в популяциях отмечалась высокая напочвенная активность имматурных имаго. Ювенильные жуки в течение сезона в ловушки не попадались.

Скорее всего, *A. consimile* в южных тундрах имеет одногодичный жизненный цикл с раннелетним размножением и летним развитием личинок. Отсутствие в сборах во второй половине лета жуков нового поколения, возможно, связано с незначительной напочвенной активностью или с тем, что молодые имаго остаются в куколочных колыбельках.

Наличие одногодичного жизненного цикла подтверждается данными из других частей ареала этого вида. Так, в Скандинавии *A. consimile* зимует в имагинальном состоянии и ловится в июне–августе. Молодые жуки появляются в августе [Lindroth, 1992]. Размножается весной [Lindroth, 1986].

Agonum fuliginosum (Panzer, 1809). Имаго встречались с конца июня до начала августа и в конце августа. Наибольшая активность жуков отмечена в начале сезона. Размножение происходило в конце июня и весь июль. Среди генеративных самок 16,7% составили старые особи. После периода размножения в популяциях встречались постгенеративные жуки. Имматурные имаго ловились в конце июля, а ювенильные — в конце августа.

Таким образом, жизненный цикл *A. fuliginosum* в южной тундре характеризуется как одногодичный с размножением в первой половине лета, летним развитием личинок и зимовкой имматурных и постгенеративных имаго.

В Дании жуки встречаются на протяжении всего года с максимумом активности в мае, личинки отмечаются с июля по сентябрь [Larsson, 1939]. В Голландии *A. fuliginosum* относится к "весенним" видам [den Boer, 1977] с размножением с конца апреля по конец июля [den Boer & van Dijk, 1996]. В Британии вид активен на протяжении всего года, размножается в мае–июле, личинки развиваются в мае–августе, молодые жуки появляются с июля по ноябрь [Greenslade, 1965; Dawson, 1965; Murdoch, 1966; 1967]. В Германии размножение происходит в мае–июне, развитие личинок в июне–июле, жуки нового поколения появляются в августе–сентябре [Tietze, 1974]. В Чехии жуки встречаются с мая по июнь, личинки в природе ловятся с июля до августа, а молодые жуки появляются в

августе–сентябре. Развитие от личинки второго возраста до имаго продолжается 20–24 дня [Hůrka & Smrž, 1981]. В Скандинавии, как и в Дании, вид проявляет себя как типичный “весенний” с зимующими молодыми имаго, появление которых происходит в августе–ноябре [Lindroth, 1992]. Размножение наблюдается весной [Lindroth, 1986]. В Карелии имаго многочисленны весной (апрель–май) и в сентябре [Palmén, 1946].

Amara brunnea (Gyllenhal, 1810). Жуки этого вида ловились с конца июня до конца июля и во второй половине августа. Генеративные особи встречались с конца июня и весь июль, а также единично в середине августа. Среди половозрелых самок доля повторно размножающихся особей составила 36,4%. Постгенеративные имаго появились в конце периода размножения — во второй половине июля. Ювенильные жуки отмечены в конце сезона.

Основываясь на сведениях по встречаемости имаго в течение сезона и данных о типе развития вида в умеренных широтах, где зимующей стадией является личинка, есть основания предполагать, что жизненный цикл *A. brunnea* в южных тундрах двухгодичный с размножением в первой половине лета. Но это предположение остается гипотезой, в связи с отсутствием данных по встречаемости личинок. В соответствии с предложенной схемой, размножение этого вида происходит в начале сезона, после чего в популяциях развиваются личинки, которые зимуют и заканчивают свое развитие в конце следующего лета. Появившиеся молодые жуки уходят на вторую зимовку и приступают к размножению только на следующий год, замыкая жизненный цикл.

В Дании *A. brunnea* относится к “осенним” видам с активностью с февраля по начало декабря с максимумом в июле. Личинки отмечаются с конца апреля до конца июля и в октябре–ноябре. Окукливание и появление молодых имаго наблюдается в мае–июле. Указывается, что для вида характерна высокая активность жуков весной [Larsson, 1939]. В Голландии вид размножается в конце лета (август) и осенью, зимуют личинки [den Boer, 1977; Turin, 2000], по другим данным в июле–августе [den Boer & van Dijk, 1996]. На севере Швеции наибольшая активность вида приходится на август, имаго зимуют в большом числе [Lindroth, 1992]. Размножение происходит осенью [Lindroth, 1986]. В Карелии имаго многочисленны все лето, молодые жуки появляются в августе–сентябре [Palmén, 1946]. В горных районах центральной Норвегии размножение вида наблюдается в июне–начале июля. Личинки третьего возраста ловятся и в июне и в сентябре–октябре. Молодые жуки появляются в июне–сентябре. Зимуют личинки и имаго [Refseth, 1988]. На севере Финляндии жизненный цикл одногодичный, размножение отмечено в июне–июле, зимуют имаго [Forsskåhl, 1972].

Следовательно, в центральных районах Европы *A. brunnea* имеет одногодичный жизненный цикл с осенним размножением и зимовкой личинок, а на севере развитие вида удлиняется и жизненный цикл становится двухлетним с одновременной зимовкой личинок и имаго и размножением в первой половине сезона.

Amara quenseli (Schönherr, 1806). Имаго этого вида встречались на протяжении всего сезона. Размножение проходило с конца июня до конца августа. Наибольшее число генеративных имаго собрано в начале сезона. Имматурные жуки встречались во второй половине лета, а ювенильные особи — в течение июля. Личинки третьего возраста были отмечены в августе. Зимуют имматурные и генеративные имаго, а также личинки старшего возраста.

Данные по сезонной динамике демографической структуры популяций свидетельствуют, что для *A. quenseli* в южной тундре характерен двухлетний жизненный цикл со всесезонным размножением с максимумом в первой половине лета. В течение первого года происходит развитие личинок и их зимовка. На второй год личинки завершают развитие, окукливаются и дают новое поколение жуков, которые приступают к размножению следующим летом.

В Дании максимальная активность вида отмечена в июне, в это же время появляются молодые жуки. Размножается вид осенью, зимовку проходит на стадии личинки [Larsson, 1939]. В Голландии размножается осенью [den Boer, 1977], зимует личинка, молодые жуки появляются в июне–июле [Turin, 2000]. В Болгарии копуляция жуков отмечена в июле, а самки откладывали яйца до августа [Bílý, 1975]. Разведение жуков в лаборатории показало, что при температуре 22–23 °C на развитие яйца требуется 5–6 дней, личинки первого возраста — 8–9 дней, личинки второго возраста — 8 суток. Личинки третьего возраста погибали на 20–27 день [Bily, 1975]. В Швеции и Норвегии молодые жуки появляются в июне–июле, их размножение происходит осенью [Lindroth, 1986]. На севере Фенноскандии возможно двухлетнее развитие вида при одновременной зимовке личинок и имаго [Lindroth, 1992]. В альпийских районах Австрии имаго вида встречаются с июня по октябрь, наибольшая активность отмечается в июле. Личинки ловятся в июле–октябре. Предполагается, что развитие длится, по крайней мере, два года [De Zordo, 1979].

Особенности географической изменчивости развития *A. quenseli* состоят в том, что вид от типичного “осеннего” одногодичного развития в западной Европе переходит к двухлетнему развитию с летним размножением в горных районах. На севере Европы в тундровой зоне при переходе к двухлетнему развитию происходит смещение сроков размножения с середины на начало лета.

Curtonotus alpinus (Paykull, 1790). Жуки этого вида ловились на протяжении всего сезона — с конца июня до конца августа. Больше всего жуков было собрано ловушками в середине июля. Половозрелые имаго встречались весь сезон. Среди размножающихся жуков встречались старые особи. Ювенильный самец был пойман в середине августа. Личинки второго и третьего возрастов встречались в первой половине сезона — с конца июня до середины июля.

Исходя из полученных данных, мы считаем, что у *C. alpinus* в южной тундре реализуется двухгодичный жизненный цикл с размножением в первой половине лета и зимовкой одновременно личинок и имаго. В первое лето личинки достигают старших возрастов и уходят на зимовку. В следующем сезоне они заканчивают развитие, после чего появляются жуки нового поколения, которые зимуют неполовозрелыми и приступают к размножению только следующим летом.

В Скандинавии жуки активны на протяжении всего короткого сезона с максимумом в середине июля, когда происходит копуляция [Lindroth, 1986]. Молодые жуки появляются в августе и уходят на зимовку. Совместно с ними, возможно, могут зимовать и личинки [Lindroth, 1992]. В горных районах Норвегии имаго активны в июне–июле, личинки третьего возраста зимуют и ловятся в июне–июле, жизненный цикл двухлетний [Refseth, 1988]. На севере Финляндии при двухлетнем жизненном цикле ли-

Таблица 2. Изменения встречаемости (экз.) имаго и личинок жужелиц разных возрастов в южной тундре.
Table 2. Changes in occurrence (individuals) of adults and larvae of different instars of carabids in the southern tundra.

	III дек. VI		I дек. VII		II дек. VII		III дек. VII		I дек. VIII		II дек. VIII		III дек. VIII		Итого, экз.
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
Leistus terminatus															
tn			2		5		2								9
im		1		2	17	3	2	2		1		2		1	31
m		3		3		8	1		2	2	1		3		23
sp										1		1			2
Итого, экз.		4	2	5	22	11	5	2	2	4	1	3	3	1	65
Notiophilus aquaticus															
tn							1		1	2	2				6
im	3			1	1		3		2		2		6		18
m	48	48	17	12	20	12	19	11	8	12	11	9	1	4	232
m2	16		9		11		2		4	1	3				46
sp			1	1	7		5	1	1		2		6	2	26
Итого, экз.	67	48	27	14	39	12	30	12	16	15	20	9	13	6	328
Notiophilus germinyi															
im	1	1								3			3	1	9
m	16	46	5	14	14	17	18	11	1						142
m2	3				1										4
sp			1		1		5						1		8
Итого, экз.	20	47	6	14	16	17	23	11	1	3	0		4	1	163
L1	4														4
L2			2												2
L3			17		11		7								35
Итого, экз.	4		19		11		7								41
Carabus ermaki															
tn										1					1
m	1	1				2		1	1						6
m2	1	2			1			2							6
sp							1								1
Итого, экз.	2	3			1	2	1	3	1	1					14
L2									1						1
L3													10		10
Итого, экз.									1				10		11
Cychrus caraboides															
tn										1					1
im	1		1		1	1		1						1	6
m	16	26	2	6		1	1								52
m2	1		1		2										4
sp								2						1	3
Итого, экз.	18	26	4	6	3	2	1	3		1				2	66
L3													3		3
Diacheila polita															
tn											1	1	1		3
im							1	1	1		7		3		13
m		1	1	1	1	9		14	2	4	6	24	6	8	77
m2									2		1		1		4
sp	1				1						1				3
Итого, экз.	1	1	1	1	2	9	1	15	5	4	16	25	11	8	100
L3							1 (2003)		1 (2003)				3		3
Diacheila arctica															
tn									1		6	3		4	14
im	1										4	5	8	8	26
m													2		2
Итого, экз.	1								1		10	8	10	12	42
L3					3				2						

Таблица 2. Продолжение.
Table 2. Continue.

	III дек. VI		I дек. VII		II дек. VII		III дек. VII		I дек. VIII		II дек. VIII		III дек. VIII		Итого, экз.
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
Elaphrus lapponicus															
tn		1	1	1	3				1	1	7	8	5	2	30
im	6	14	1	2	49	34	34	18	1	1	6	3	3	4	176
m	6	13		2											21
m2	3		1												4
sp	1				6	4	1						1		13
Итого, экз.	16	28	3	5	58	38	35		2		13		9		244
Loricera pilicornis															
tn											3	4	8	16	31
im	7	1					2	4					1	1	16
m	2	3		1	1	2									9
sp			2		1										3
Итого, экз.	9	4	2	1	2	2	2	4			3	4	9	17	59
L3							11		8		1				20
Miscodera arctica															
tn									1		2	2	1	2	8
im	1										2		4	4	11
m	14	5	2	1		8	1	4				2	1	9	47
m2	1		2		1										4
Итого, экз.	16	5	4	1	1	8	1	4	1		4	4	6	15	70
L1											1 (2002)				1
Patrobus assimilis															
tn						1		1	2	4	11	6	4		29
im						1			1		2	1	3		8
m	85	126	31	42	25	40	9	10	2		1	5	1	1	378
m2	16		8		12		1		1						38
sp	2				1		3		1		2			2	11
Итого, экз.	103	126	39	42	38	42	13	11	7	4	16	12	8		464
Patrobus septentrionis															
tn						1	4	2	7	1	14	8	2	6	45
im	2	2		1			4	2	1	3	5	4	10	2	36
m	83	162	39	84	40	54	11	21	2	3		1		1	501
m2	46		28		14	1	4		2						95
sp	1		1		6	1	10	4	8	1	3				35
Итого, экз.	132	164	68	85	60	57	33	29	20	8	22	13	12	9	712
Calathus melanocephalus															
tn												2	2	1	5
im	4		2		1		2				3		4		16
m	81	141	21	41	20	40	31	15	5	6	4	1	1	1	408
m2	29		10		8		1		2		1				51
sp	5				2		2		4		2		8	1	24
Итого, экз.	119	141	33	41	31	40	36	15	11	6	10	3	15	3	504
Agonum consimile															
im	3	2	1		2	1	8	12		1					30
m	12	6	1	2	1										22
m2			1												1
sp			1		6	1									8
Итого, экз.	15		4		9		8								61
Agonum fuliginosum															
tn	1												1	1	3
im	3	1					2	2							8
m	23	17	7	3	5	1		1							57
m2	5		1												6
sp			1		1	1	1	1	1	1					7
Итого, экз.	32	18	9	3	6	2	3	4	1	1			1	1	81

Таблица 2. Продолжение.
Table 2. Continue.

	III дек. VI		I дек. VII		II дек. VII		III дек. VII		I дек. VIII		II дек. VIII		III дек. VIII		Итого, экз.
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
Amara brunnea															
tn													1		1
im	1	8	1	1		1	1	1							14
m	22	19	5	6	3	5	2	5			1				68
m2	7		3		2										12
sp					3	1	1								5
Итого, экз.	30	27	9	7	8	7	4	6			1		1		100
Amara quenseli															
tn					1		2			1					4
im	5				1		1	1	1		2	1	4	1	17
m	25	27		1	9	14	13	11	4	1	7	1	2	1	116
m2	4				1										5
sp	6				4				1						11
Итого, экз.	40				16		16		6		9		6		153
L3									3				2		5
Curtonotus alpinus															
tn												1			1
im	2	1	1		2	3	2		1				1	1	14
m	53	84	28	46	54	124	45	71	21	6		1	2	1	536
m2	7		4		4		4								19
sp	1		2		1	1	1				2		1		9
Итого, экз.	63		35		61		52		22		2		4		579
L2	5		3		4										12
L3	8		11		2										21
Итого, экз.	13		14		6										33
Cymindis macularis															
im	1	1		1											3
m	1	6		6	3		1	1							18
sp	1														1
Итого, экз.	3	7		7	3		1	1							22
L3							6 (2003)		9 (2003)						15
Cymindis vaporariorum															
im		1											1		2
m	1	5			1	3		2				1	1		14
m2			1				1		1						3
Итого, экз.	1	6	1		1	3	1	2	1			1	2		19
L3									1 (2002)						1

Примечания: I–III — декады месяца; VI–VIII — месяцы года; возрастное состояние: tn — ювенильное; im — имматурное; m — генеративное молодое; m2 — генеративное старое; sp — постгенеративное.

Notes: I–III — first, second, and third ten-day periods of the month; VI–VIII — months; tn — teneral; im — immature; m — mature young; m2 — mature old; sp — spent.

чинки первого возраста ловятся в конце июля–августе, личинки второго возраста — в июле–сентябре, личинки третьего возраста — в августе–сентябре. Окукливание, появление молодых жуков и размножение отмечено в июле. Зимуют имаго и личинки [Forsskåhl, 1966, 1972].

Сезонные аспекты жизненного цикла *C. alpinus* в южных тундрах полуострова Канин и на севере Скандинавии во многом схожи. Во всех случаях жизненный цикл вида стабильный, его продолжительность составляет два года, размножение происходит в первой половине лета, зимуют имаго и личинки.

Cymindis macularis Fischer von Waldheim, 1824. В 2005 г. жуки ловились с конца июня до конца июля. В этот же период встречались половозрелые жуки. В 2003 г. максимальное число жуков было собрано в конце июля. В том же году в конце июля и в начале августа в ловушки попадались личинки третьего возраста. Появление ювенильных жуков не отмечено.

Вероятно, для *C. macularis* в южной тундре полуострова Канин характерен двухгодичный жизненный цикл с размножением в первой половине лета и зимовкой личинок и имаго. После периода размножения в популяциях во второй половине лета развиваются личинки, которые зимуют и заканчивают свое развитие в следующем сезоне. Жуки молодого поколения зимуют и приступают к размножению в первой половине лета следующего года.

В Дании жуки активны с конца мая до начала октября, размножение происходит в июле–сентябре, зимуют исключительно личинки [Larsson, 1939; Luff, 1993]. В Голландии размножение весной и летом [den Boer, 1977] с апреля по сентябрь [den Boer & van Dijk, 1996]. В Фенноскандии жуки ловятся в июле–августе [Lindroth, 1986, 1992].

В южных тундрах полуострова Канин размножение *C. macularis* смещается на начало сезона, жизненный цикл становится двухлетним.

Cymindis vaporariorum Linnaeus, 1758. Жуки ловились с конца июня до конца августа. Половозрелые имаго встречались в небольшом числе на протяжении всего сезона. Генеративные жуки отсутствовали в сборах в начале июля и в начале августа. Среди размножающихся жуков встречались самки, живущие более одного года. Имматурные имаго отмечены в начале и в конце сезона. Одна личинка третьего возраста была собрана в начале августа 2002 г. примерно в 150 км южнее (окр. с. Несь, см. рис. 1) .

Вполне возможно, что жизненный цикл *C. vaporariorum* в южной тундре двухгодичный.

C. vaporariorum относится к “осенним” видам с зимующей личинкой [Larsson, 1939; Luff, 1993]. В Дании жуки активны с конца апреля до начала октября с максимумом в июле [Larsson, 1939]. В Голландии этот вид размножается летом [den Boer, 1977] в июле–сентябре [den Boer & van Dijk, 1996]. В австрийских Альпах личинки первого возраста встречаются в июне и могут зимовать, жуки встречаются с июня по сентябрь [De Zordo, 1979]. На севере Швеции жуки зимуют и ловятся с мая до конца сентября [Lindroth, 1986, 1992]. В Карелии имаго встречаются с начала июня по конец сентября [Palmén, 1946]. Изменения жизненного цикла *C. vaporariorum* с состоят в том, что развитие вместо одногодичного осеннего становится двухлетним с размножением в первой половине лета.

Таким образом, среди 20 наиболее многочисленных видов жужелиц южных тундр полуострова Канин отмечено четыре варианта жизненного цикла: I. одногодичный с раннелетним размножением и летними личинками; II. одногодичный с позднелетним размножением и зимними личинками; III. двухлетний с размножением в первой половине лета и одновременной зимовкой личинок и имаго; IV. двухлетний позднелетний с зимующими личинками и маго. При этом преобладают виды с двухлетним жизненным циклом и преимущественным размножением в первой половине лета (11 видов). Только у двух видов реализуется двухлетний жизненный цикл с позднелетним размножением. Однолетний раннелетний жизненный цикл имеют 6 видов. Только у одного вида жизненный цикл однолетний с позднелетним размножением.

Из 17 арктических и тяготеющих к Арктике видов жужелиц [в понимании Чернова и др., 2000], известных для тундровой зоны полуострова Канин [Poppius, 1909; Филиппов, Шувалов, 2006], у 8 видов изучены жизненные циклы. Среди них преобладают виды с одногодичным раннелетним жизненным циклом (3 вида) и двухгодичным раннелетним жизненным циклом (3 вида). Два вида имеют двухлетний жизненный цикл с позднелетним размножением.

Хорошо заметно, что в тундровой зоне сокращаются варианты развития жужелиц. В частности, отсутствуют бивольтинные виды. При этом увеличивается число и доля видов жужелиц с двухлетним жизненным циклом. Интересно, что у большинства видов жужелиц южных тундр размножение происходит в начале сезона. Это объясняется тем, что эмбриональное развитие и прохождение наиболее уязвимых первых личиночных стадий приходятся на наиболее благоприятный теплый период [Refseth, 1984].

Для широко распространённых “весенних” видов с одногодичным развитием в южных тундрах характерен короткий период размножения, который составляет 3–4 декады, вместо двух месяцев в более южных частях ареала. Интересно, что на севере среди отдельных видов жужелиц отмечается переход в генеративное состояние в конце сезона перед началом зимней диапаузы. Для некоторых видов с весенним размножением также характерно отсутствие осеннего пика активности, связанного с появлением жуков нового поколения. Скорее всего, это связано с тем, что молодые имаго остаются на зимовку в куколочных колыбельках. Отдельные ювенильные особи, например у *Diacheila arctica*, *Loricera pilicornis*, *Patrobus assimilis*, *P. septentrionis*, а также многие половозрелые жуки имели хорошо развитое жировое тело. Его формирование начинается в конце периода размножения. В это время многие генеративные особи при развитых гонадах имели запасы жира.

Многолетние метеорологические данные свидетельствуют, что на севере начало и окончание вегетационного периода могут существенно различаться по годам. В частности, окончание сезона в южных тундрах может быть как в начале, так и в конце сентября. В связи с этим, каковы бы ни были условия сезона, насекомые должны уже к концу августа быть готовыми к зимовке. Этот вывод подтверждается наблюдением за развитием жирового тела у жуков в течение сезона. Многие имаго, вскрытые в начале сезона и половина жуков в конце августа, имели большие жировые отложения. На примере *Pterostichus brevicornis* в Канаде показано, что жировые запасы используются в течение зимней диапаузы и способствуют более быстрому переходу жуков в половозрелое состояние [Kaufmann, 1971].

По сравнению с более южными регионами у жужелиц южных тундр отмечается один пик активности, который приходится на конец июня. В южной Финляндии отмечено сближение пиков активности жужелиц и их смещение с весны и осени на середину лета. При этом здесь сохраняется два исходных варианта развития с размножением в начале сезона и в его конце (“весенние” и “осенние” виды) [Niemelä et al., 1989]. В южных тундрах отмечается иная закономерность. При дальнейшем сокращении вегетационного периода происходит смещение сроков размножения “весенних” видов на конец июня. Большинство широко распространён-

ных "осенних" видов жужелиц на севере переходят к двухгодичному развитию и размножению в конце июня – начале июля.

БЛАГОДАРНОСТИ. Автор глубоко признателен И.Х. Шаровой и А.В. Маталину за ценные советы, высказанные при ознакомлении с рукописью статьи, а также К.В. Макарову за помощь в определении личинок жужелиц. Работа проводилась при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05–04–48596) и Совета по грантам Президента Российской Федерации ведущих научных школ (НШ–2154.2003.4).

Литература

Алисов Б.П. 1969. Климат СССР. М.: Высшая школа. 104 с.

Берлов О.Э. 1990. *Carabus ermaki* Lutshnik: экология, биология и разведение // Фауна и экология жужелиц. Тез. докл. III Всес. карабидол. сов. Кишинев. С.7–8.

Коробейников Ю.И. 1984. О репродуктивном поведении жужелиц в Субарктике // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. IV Всесоюзн. совещ. 3–7 апр. 1984. Свердловск. Т.3. С.66–67.

Коробейников Ю.И. 1991. О некоторых особенностях сезонной динамики активности и размножения жужелиц в условиях субарктики // Пробл. почв. зоол. Матер докл. X Всес. совещ. Новосибирск. С.127–128.

Кузнецов Н.Я. 1938. Арктическая фауна Евразии и её происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) // Труды Зоологич. ин-та. Т.5. Вып.1. М.–Л.: Изд-во Акад. Наук СССР. 85 с.

Макаров К.В., Черняховская Т.А. 1990. Фенология развития и структура популяции *Loricera pilicornis* (F.) (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МГПИ. Т.1. С.21–32.

Маталин А.В. 2006. Географическая изменчивость жизненного цикла *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т.85. №5. С.573–585.

Рябицев А.В. 1997. Многолетняя, сезонная и суточная динамика хищных жуков на Северном Ямале // Экология. №3. С.195–200.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области и Коми АССР. Ч. 1. Температура воздуха. Архангельск: Гидромет. 1970. 460 с.

Филиппов Б.Ю. 2006. Сезонные аспекты жизненных циклов жужелиц *Calathus melanocephalus* и *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоол. журн. Т.85. №10. С.1196–1204.

Филиппов Б.Ю., Шувалов Е.В. 2006. Жужелицы южных тундр полуострова Канин // Вестн. Поморского ун-та. Сер. ест. и точн. науки. №1(9). С.99–109.

Чернов Ю.И. 1978. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны // Журн. общ. биол. Т.39. №3. С.394–402.

Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. 2000. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщение 1 // Зоол. журн. Т.79. №12. С.1409–1420.

Шарова И.Х. 1990. Закономерности сезонной динамики активности жужелиц как ключевая проблема в изучении их экологии // Матер. Всес. науч.-метод. сов. зоологов педвузов. Махачкала. Т.1. С.298–299.

Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю. 2003. Особенности жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях северной тайги // Зоол. журн. Т.82. №2. С.229–238.

Andersen A. 1982. Carabidae and Staphylinidae (Col.) in Swede and cauliflower fields in south-eastern Norway // Fauna Norvegica. Ser.B. Vol.29. No.2. P.49–61.

Andersen J.M. 1968. The larva of *Miscodera arctica* Payk. (Col., Carabidae) // Norsk. Ent. Tidsskr. Vol.15. P.71–74.

Andersen J.M. 1983. The life cycle of the riparian species of *Bembidion* (Coleoptera, Carabidae) in northern Norway // Notul. Ent. Vol.63. No.4. P.195–202.

Barner K. 1937. Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld I // Abh. Landesmus. Naturk. Westfallen. Bd.8. Hf.3. S.1–34.

Bílý S. 1975. Larvae of the genus *Amara* (subgenus *Celia* Zimm.) from Central Europe (Coleoptera, Carabidae) // ACADEMIA. Nakladatelství Československé akademie věd. P.1–76.

Boer P.J. den 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside (with a mathematical appendix by J. Reddingius) // Miscellaneous papers Landbouwhogeschool. Vol.14. P.1–190.

Boer P.J. den & Dijk Th.S. van 1996. Life history patterns among carabid species // Tijdschr. Ent. Vol.139. No.1. P.1–16.

Butterfield J.E.L. 1986. Changes in life-cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitudes in Northern England // Ecol. Entomol. Vol.11. No.1. P.17–26.

Dawson N. 1965. A comparative study of the ecology of eight species of fenland Carabidae (Coleoptera) // J. Anim. Ecol. Vol.34. P.299–314.

De Zordo I. 1979. Phänologie von Carabiden im Hochgebirge Tirols (Obergurgl, Österreich) (Insecta: Coleoptera) // Ber. Natur.-wiss.-med. Ver. Innsbruck. Bd.66. S.73–83.

Dijk Th.S. van 1972. The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Coleoptera, Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog // Oecologia. Springer Verlag. Vol.10. P.111–136.

Evans M.E.G. 1969. The surface activity of beetles in a northern English wood // Trans. Soc. Brit. Ent. Vol.18. No.11. P.247–262.

Forsskåhl B. 1966. The larva of *Amara alpina* Fbr. (Col. Carabidae) // Notul. Ent. Vol.46. P.29–31.

Forsskåhl B. 1972. The invertebrate fauna of the Kilpisjärvi area, Finnish Lappland 9. Carabidae, with special notes on ecology and breeding biology // Acta Soc. Faun. Flora Fenn. Vol.80. P.99–119.

Greenslade P.J.M. 1965. On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories // Trans. Soc. Brit. Ent. Vol.16. P.149–179.

Houston W.W.K. & Luff M.L. 1975. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). III. Patrobini // Entomologist's Gaz. Vol.26. No.1. P.59–64.

Hůrka K. & Smrž J. 1981. Diagnosis and bionomy of unknown *Agonum*, *Batenus*, *Europhilus* and *Idiochroma* larvae (Col., Carabidae, Platynus) // Věst. Čs. Společ. Zool. Vol.45. No.4. P.255–276.

Kålås J.A. 1985. Species composition and seasonal activity patterns of Carabidae (Col.) in a small deciduous forest in western Norway // Fauna Norvegica. Ser.B. Vol.32. No.1. P.28–32.

Kaufmann T. 1971. Hibernation in the Arctic beetle, *Pterostichus brevicornis*, in Alaska // J. Kansas Entomol. Soc. Vol.44. No.1. P.81–92.

Larsson S. 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomol. Meddelelser. Bd.20. S.277–560.

Lindroth C.H. 1954. A revision of *Diachila* Motsch. and *Blethisa* Bon. With remarks on *Elaphrus* larvae (Col. Carabidae) // Lunds Universitets Ersskrift. N.F. Vol.50. No.2. P.1–28.

Lindroth C.H. 1986. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol.15. Pt.2. P.227–501.

Lindroth C.H. 1992. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. Part. I. Washington: Amerind Publishing Co Pvt. Ltd. 630 p.

Loreau M. 1985. Annual activity and life cycles of carabid beetles in two forest communities // Holarctic Ecology. Vol.8. No.3. P.228–235.

Luff M.L. 1972. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), II. Nebriini // Entomologist. Vol.105. P.161–179.

Luff M.L. 1978. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). V. Omophronini, Loricerini, Scaritini and Broscini // Ento-

mologist's Gaz. Vol.29. No.4. P.265–287.
Luff M.L. 1993. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark // Fauna Ent. Scand. Vol.27. P.1–186.
Murdoch W.W. 1966. Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae // J. Anim. Ecol. Vol.35. P.127–156.
Murdoch W.W. 1967. Life history patterns of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance // Oikos. Vol.18. No.1. P.25–32.
Niemelä J., Haila Y., Halme E., Pajunen T. & Punttila P. 1989. The annual activity cycle of carabid beetles in the southern Finnish taiga // Ann. Zool. Fenn. Vol.26. No.1. P.35–41.
Paarmann W. 1979. Ideas about the evolution of the annual reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones // On the evolution of behavior in Carabid beetles. Miscellaneous papers (eds P.J. den Boer et al.). Vol.18. P.119–132.
Palmén E. 1946. Materialen zur Kenntnis der Käferfauna im westlichen Swir-Gebietes (Sowjet-Karelien) // Acta Soc. Faun. Flora Fenn. Bd.65. Hf.3. S.1–195.
Poppius B. 1909. Die Coleopteren-Fauna der Halbinsel Kanin // Acta Soc. Faun. Flora Fenn. Bd.31. Hf.8. S.1–55.
Refseth D. 1984. The life cycles and growth of *Carabus glabratus* and *C. violaceus* in Budalen, central Norway // Ecol. Entomol. Vol.9. No.4. P.449–455.
Refseth D. 1986. Phenological adaptations in *Patrobus atrorufus* and *P. assimilis* (Coleoptera, Carabidae) // Fauna Norw. Ser.B. Vol.33. No.2. P.57–63.
Refseth D. 1988. Annual patterns of activity, reproduction and development in some Norwegian Carabidae (Col.) // Fauna Norvegica. Ser.B. Vol.35. No.1. P.21–30.
Sota T. 1994. Variation of carabid life cycles along climatic gradients: an adaptive perspective for life-history evolution under adverse conditions // Series Entomologica. Vol.52. P.91–112.
Thiele H.U. 1977. Carabid Beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour // Zoophysiology an ecology. Berlin: Springer-Verlag. P.XVII+369.
Tietze F. 1974. Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) des Grünlands im Süden der DDR. V. Teil (Schluss) Zur Phänologie der Carabiden des untersuchten Grünlandes // Hercynia. N.F. Bd.11. S.47–68.
Turin H., 2000. De Nederlandse loopkevers: verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae) // Nederlandse fauna. National Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij. Vol.3. P.1–666.
Wallin H., 1988. The effects of spatial distribution on the development and reproduction of *Pterostichus cupreus* L., *P. melanarius* Ill., *P. niger* Schall. and *Harpalus rufipes* DeGeer (Col., Carabidae) on arable land // J. Appl. Entomol. Vol.106. No.5. P.483–487.